

MADAGASCAR AU SEIN DE LA PANGÉE

par A. AUBRÉVILLE

La paléoposition de Madagascar dans la Pangée depuis le Permien a fait l'objet de nombreuses propositions de la part de géologues et de géophysiciens, depuis DU TOIT, surtout récemment en Amérique entre 1970 et 1972. Tous s'accordent pour reconnaître que l'île est détachée de l'Afrique proche, mais les uns lui attribuent une position initiale à hauteur du golfe du Mozambique d'où elle se serait déplacée vers l'Est Nord-Est dans sa position actuelle (FLORES, TARLING), d'autres la situent primitivement plus au Sud, adjacente au Natal avant un mouvement Sud-Nord (GREEN). DIETZ et HOLDEN ont conçu un déplacement en sens opposé Nord-Sud, en provenance du golfe somalien. La carte actuelle des contours de l'Afrique orientale présente effectivement 3 golfes aptes à recevoir Madagascar : à hauteur de la Somalie, ou de l'embouchure du Zambèze, ou de celle du Limpopo¹. Nous laisserons de côté les arguments géologiques et géographiques, pour nous en tenir aux aspects phytogéographiques du problème. Madagascar occupait dans le Gondwana une position intermédiaire entre le continent africain et les continents de la Pangée orientale et australe, Inde, Continent antarctique, Australie, Mélanésie. Il y a dans cette constatation le nœud d'une explication théorique des vestiges des relations floristiques toujours existantes entre Madagascar et les continents qui l'entourent de très loin.

L'emplacement de l'île fut tel qu'il permit par la voie terrestre normale des relations entre sa flore et celles du Gondwana, et sans doute exceptionnellement aussi par des voies maritimes sur des distances rapprochées. La figure 1 reproduit une carte de la Pangée extraite d'une étude de TARLING (1972, Another Gondwanaland. *Nature* 238 : 53-59). Plusieurs géophysi-

1. H. BESAIKIE (12) admet aussi qu'au Permien la position de Madagascar correspondait à la concavité de la côte de Mombassa dans le sud du Kenya ce qui mettait Mogadiscio de la République de Somalie à la latitude du Cap d'Ambre et Lindi dans le sud de la Tanzanie à celle de Tuléar.

H. WILD (16) dans une revue des diverses conceptions de la position pangéenne de Madagascar déjà exposées considère les aires de répartition d'environ 80 espèces qui sont communes à Madagascar et au continent africain, et reconnaît que la proportion des aires communes du sud-est africain et à Madagascar est presque 4 fois celle de la région de la côte de la Somalie, du Kenya et de la Tanzanie. Néanmoins il se range à l'opinion de ceux des phytogéographes qui estiment que Madagascar jusqu'au Crétacé supérieur, avant la dérive, occupait une position proche du golfe kenyan-somalien, puis qu'une première migration vers le sud l'amena à hauteur du Mozambique, suivie d'une seconde vers la position actuelle, en s'éloignant du continent.

ciens ont admis avec des variantes des schémas de ce type où l'Australie et la Nouvelle-Guinée accolées à l'Est du continent antarctique s'étendent longitudinalement à l'Est, très loin de l'Afrique et sous des latitudes relativement élevées, loin des basses latitudes tropicales. Ce n'est qu'au tertiaire que l'Australie et la Mélanésie se séparèrent du continent antarctique et s'en éloignant elles se rapprochèrent de la zone tropicale australe sans avoir eu les moindres possibilités de contact, et de relations floristiques donc, avec Madagascar et avec l'Afrique. Comme ces relations existèrent et s'observent encore ainsi que nous en avons donné des exemples dans des notes précédentes (14-15), nous sommes dans la nécessité de conclure que les paléopositions des continents austraux des géophysiciens telles que nous venons de les exposer ne nous paraissent pas admissibles. En particulier, les probables migrations de grandes familles australes tropicales vers l'Afrique du Sud, depuis l'Australie-Mélanésie comme celles des Protéacées, Ericacées-Epaciadacées, Cunoniacées par exemple eussent été invraisemblables¹.

Ce sont des arguments de fait. Il y en a d'autres, théoriques. Nous avons soutenu cette hypothèse que les flores tropicales (*s.l.*) étaient exclusivement nées dans les régions tropicales, avec cette conséquence que les flores gondwaniennes propres à la Mélanésie, la Nouvelle-Guinée et l'Australie n'avaient pu se former qu'à l'intérieur même de la zone tropicale et aussi qu'à l'époque de leur apparition, ces flores australes étaient issues de territoires tropicaux ou subtropicaux, proches du continent africain. Conclusions incompatibles avec les cartes de la Pangée du type de celle de TARLING.

Nous avons proposé un autre croquis du Gondwana austral (14) qui tient compte des nécessités phytogéographiques. Des liaisons y sont suggérées entre tous les continents gondwaniens touchant l'Afrique orientale. La Nouvelle-Guinée et les territoires du Nord de l'Australie sont compris dans la bande équatoriale où prit naissance selon nous la flore australo-papoue avec ses dérivations vers l'Afrique orientale à l'Ouest et vers la Mélanésie à l'Est. Nous ne prétendons évidemment pas faire œuvre de paléophysicien, mais esquisser seulement des possibilités d'explication des relations floristiques dont nous constatons aujourd'hui les vestiges.

Nous avons placé l'île de Madagascar antécétacée dans le golfe somalien comme l'avaient proposé déjà DIETZ & HOLDEN en 1970, puis HEITZLER & BURROUGHS (8). Les premiers ne déplacent l'île qu'à la fin du Crétacé (65 M.A.), et l'amènent à chevaucher le tropique du Capricorne. L'équateur au Crétacé aurait été situé à une dizaine de degrés au nord de sa position présente.

Nous nous rallions volontiers à ces vues de DIETZ & HOLDEN d'un équateur se déplaçant apparemment du Nord au Sud, c'est-à-dire faisant mouvement, depuis un parallèle approximativement Afrique du Nord-Méditerranée, vers la position qu'il occupe aujourd'hui. Madagascar aurait alors été de plus en plus tropicale. Cela paraît indispensable pour expliquer

1. Nonobstant l'interprétation des données du paléomagnétisme résultant des campagnes des sondages du *Gallieni* et du *Glomar-Challenger* dans l'Océan Indien qui sont le fondement des cartes de la Pangée du type de celles proposées par TARLING.

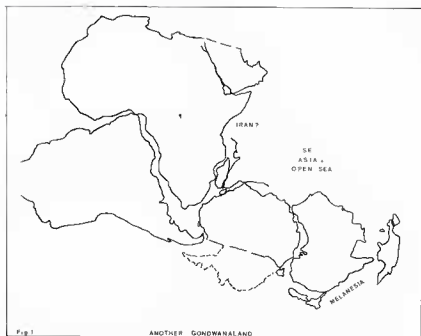


FIG. 1. — Le Gondwanà avant son démembrement d'après TARLING D. H. (*Nature* 238 : 53-59, 1972).

la présence d'une flore tropicale dans toute l'île, et d'une flore tropicale de type humide sempervirent sur tout le secteur oriental de l'extrême nord à l'extrême sud de l'île.

La position initiale de Madagascar dans le golfe somalien explique beaucoup de faits phytogéographiques. Par exemple les rapports qu'elle eut primitivement avec la flore somalo-éthiopienne aride avec laquelle elle partage encore aujourd'hui par exemple les genres de ces deux Césalpinoïdées *Cadia* (1 sp. éthiopienne, 5 sp. malgaches), et *Delonix* (2 sp. éthiopiensomalienne, 6-7 sp. malgaches), dont le célèbre et magnifique Flamboyant planté dans tous les pays tropicaux.

La position antécédente vers l'actuelle Afrique du Nord-Est fait mieux comprendre aussi les origines très anciennes de la répartition dans la famille des Sapotacées du genre *Sideroxylon*. Relativement commun à Madagascar (au moins 6 sp.) il n'est représenté que par une unique espèce (*S. elengi*) le long des côtes orientale et australe de l'Afrique, mais après un long et curieux diastème africain on ne le retrouve que très loin du centre d'origine dans les îles atlantiques (1-2 sp. Madère, Canaries, Cap-Vert). Ce genre *Sideroxylon* fait partie d'un ensemble d'une sous-tribu des Sideroxylées comprenant aussi un genre monotypique fossile vivant au Maroc, *Argania sideroxylon*, un genre somalo-kenyien, *Spiniluma* (1-2 sp.) et un

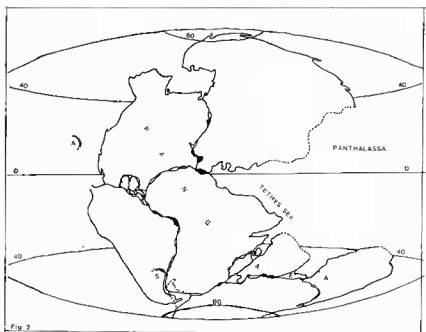


FIG. 2. — La Pangée il y a 200 M.A. En A et S positions actuelles de l'arc des Antilles et de l'arc des Scotia dans l'extrême sud atlantique (d'après Robert S. DIETZ & John C. HOLDEN, Scientific America 223 : 4, 1970).

genre asiatique monotypique du sud de l'Arabie et de l'Afghanistan, *Monotheca*. Cette sous-tribu, dont la répartition à une latitude nord-africaine, sorte de fossile vivant, semble être une relique de l'époque mésozoïque; de même son extension à Madagascar doit se situer à cette même époque, ce qui corrobore la position somalo-kenyenne que nous attribuons à l'île malgache antécédente.

Madagascar dans cette position la plus septentrionale avant sa dérive, fut vraisemblablement aussi au contact de l'Inde, ce qui explique la communauté indo-malgache de certains genres. Citons : *Chloroxylon*, Rutacées (2 sp. à Madagascar, 1 sp. en Inde); *Samandera*, Simaroubacées (1 sp. à Madagascar, 2 sp. en Inde); en Indo-Malésie *Boswellia*, Burséracées; *Gluta*, *Calliandra*, Mimosées (8 sp. à Madagascar, 3 sp. en Inde); *Commiphora*, Burséracées (28 sp. à Madagascar, 1 sp. en Inde). Ces genres sont probablement d'origine laurasienne et atteignirent Madagascar en provenance du nord.

Madagascar est un centre extraordinaire de spéciation pour certains genres ce qui semble indiquer une longue permanence de conditions tropicales favorables à la diversification phylétique. Citons : *Grewia*, Tiliacées (70-80 sp.), *Vepris*, Rutacées (25 sp. et 1 sp. à Ceylan), *Mammea*, Guttifères (21 sp. contre 1 sp. en Afrique et 1-2 sp. Amérique), *Symphonia*, Gutti-

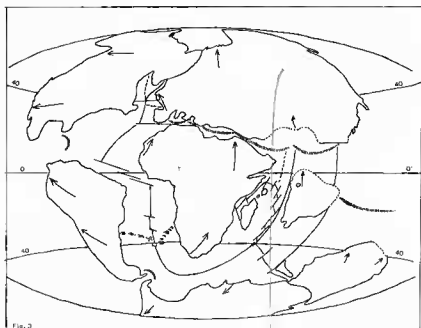


FIG. 3. — État du démembrement de la Pangée à la fin de la période crétacée, 65 M.A. Les flèches indiquent les directions des dérives. Entre les continents sont indiquées les lignes des fractures (rifts). La fosse de la Téthys est marquée par une ligne hachurée. Dans l'Atlantique sud apparaissent les rides volcaniques de Walvis vers l'Afrique et de Rio Grande vers l'Amérique du sud qui divergent à partir du rift de l'Atlantique (d'après DIETZ & HOLDEN, Scientific America 1970).

fères (16 sp., en Afrique 1 sp., en Amérique 1 sp.), *Beilschmiedia*, Lauracées (86 sp.), *Dombeya*, Sterculiacées (187 sp.).

Centre également d'endémisme : deux familles sont à cet égard très remarquables, les Palmiers avec 15 genres endémiques sur 18 (120 sp.) et les Orchidées qui se répartissent entre 16 tribus, 61 genres et plus de 900 espèces. La concentration du genre indo-pacifique *Pandanus* à Madagascar avec 76 espèces (11) presque toutes endémiques est remarquable. A côté des 550 espèces connues propres à l'Asie et à l'Océanie, elle renforce une impression d'appartenance très ancienne de Madagascar à la région indo-pacifique.

Six familles sont entièrement endémiques, Didymélacées (1 g.), Didiéracées (4 g.), Chlénacées (9 g.), Ropalocarpacees (2 g.), Humbertiacées (1 g.), Diégodendracées (1 g.).

La famille des Sapotacées occupe un rang particulier au point de vue de l'endémisme avec 6 genres endémiques : *Capurodendron* (24 sp.), *Labramia* (8 sp.), *Faucherea* (11 sp.), *Labourdonnaisia* (2-3 sp.), *Tsebona* (1 sp.), *Austrogambeya* (1 sp.). D'une façon générale la flore malgache est riche en Sapotacées avec 84 sp. (décrites après révision), contre 45 sp.

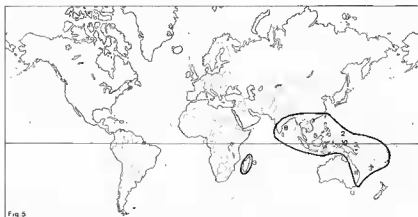


FIG. 4. — Les traces de l'ancienne position de Madagascar dans le golfe somalo-kenyen. Aires des genres de Césalpinioidées : *Cadia* (trait plein, 5 sp.) et *Delonix* (pointillé).

FIG. 5. — Les traces des connections pangéennes de Madagascar et du Continent australo-papou. Aire du genre *Eleocharpus* (Éléocarpaceés). Les chiffres indiquent le nombre des espèces actuelles dans divers territoires.

dans toute l'Afrique orientale, et 19 sp. en Afrique australe. Il est possible que l'important genre africain *Mimusops* soit d'origine malgache (15 sp. malgaches) (10).

RELATIONS AVEC LES FLORES DE L'AERIQUE CONTINENTALE

Il y a peu de relation entre la flore malgache humide (orientale) et la flore guinéo-congolaise. Celle-ci ne dépasse qu'accessoirement vers l'Est le grand rift des lacs de l'Afrique centrale. Il y a un net décalage

latitudinal entre les aires des deux flores, comme cela s'observe par exemple entre l'aire guinéo-congolaise du genre *Syzygium* et l'aire malgache du même genre (fig. 7). De même pour les aires du genre *Mammea*. Il est par ailleurs extraordinaire de noter que ces genres aux nombreuses espèces malgaches ne soient représentés chacun que par une espèce dans la forêt guinéo-congolaise et une espèce, probablement la même, en Amazonie.

Des observations analogues peuvent être faites en comparant les flores sèches soudano-zambéziennes et malgaches, en dépit de leur rapprochement spacial, puisque ces flores s'étendent de part et d'autre du canal de Mozambique. Par exemple, la flore soudano-zambézienne si remarquable par les grandes Légumineuses de ses immenses forêts claires ne compte aucun genre de ce groupe à Madagascar (*Isoberlinia*, *Brachystegia*); de même pour d'autres genres grégaires tels que *Monotes* (1 sp. malgache) et *Uapaca* (8 sp. malgaches, 2 sp. africaines).

La relative fréquence des Césalpinioïdées d'une façon générale différencie immédiatement les flores continentales africaines, où elles sont très nombreuses et caractéristiques dans la région guinéo-congolaise, et la flore malgache. Il faut excepter les espèces de la tribu des Césalpinieés qui, parfois originaires d'Amérique, ont occupé l'Afrique sèche australe et orientale, puis certaines d'entre elles, venant du sud-ouest, Madagascar, alors qu'elles sont absentes pratiquement de l'Afrique occidentale et centrale.

RELATIONS AVEC LES FLORES DES AUTRES CONTINENTS DE LA PANGÉE

Elles sont particulièrement précieuses à constater puisqu'elles sont les témoins reliques des très anciennes relations continentales, et qu'elles doivent entrer en considération dans les tentatives de reconstitution du puzzle pangéen.

— AVEC LA FLORE AUSTRALO-PAPOUE¹ :

- Bombacacées, *Adansonia* : Madagascar 6 sp., N. Australie 1-2 sp., Afrique 1 sp.
- Dilléniacées, *Hibbertia* : Madagascar 1 sp., Australie 90 sp., Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie 18 sp., Fidji. — *Dillenia* : Madagascar 1 sp., Australie, Nouvelle-Calédonie.
- Burséracées, *Protium* : Madagascar 2 sp., Australie 1 sp., très nombreuses en Amérique.
- Rutacées, *Evodia* : Madagascar 11 sp., Australie 4 sp., Nouvelle-Calédonie 1 sp.
- Protéacées, *Macademia* (*s.l.*) : Madagascar 1 sp., Nouvelle-Calédonie 6 sp., Célèbes 1 sp., Australie Est 5 sp.
- Eléocarpaceés, *Eleocarpus* : Madagascar 2 sp., Nouvelle-Calédonie 23 sp., Australie E 11 sp., Nouvelle-Guinée n sp., Bornéo 5 sp., Inde 8 sp.

1. J'adresse mes remerciements à M. MAC KEE, spécialiste des flores de la Nouvelle-Calédonie et d'Australie qui a bien voulu réviser cette partie de mon exposé.

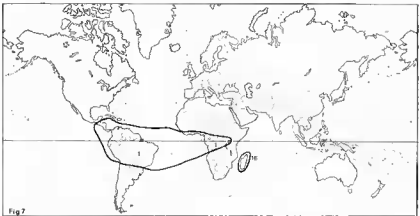


FIG. 6. — Les traces des connections pangéennes Madagascar-Continent australo-papou. Aire du genre *Hibbertia* (Dilléniacées).

FIG. 7. — Aire générale du genre *Syzygium* montrant le décalage de l'aire principale malgache (16 sp.) et de l'aire secondaire guinéo-congolaise (1 sp.).

Moracées, *Arthropodium* : Madagascar 1 sp., Nouvelle-Zélande 1 sp., Australie 1 sp.

Pittosporacées, *Pittosporum* : Madagascar 11 sp., Asie et Océanie 160 sp.

Cunoniacées, *Weinmannia* : Madagascar 20 sp., Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie, Amérique Sud, Antilles.

Winteracées, *Bubbia* : Madagascar 1 sp., Nouvelle-Guinée 19 sp., Nouvelle-Calédonie 7-8 sp., Australie N-E 2 sp., Lord Howe 1 sp.

Podocarpaceés, *Podocarpus* : Madagascar 3 sp., Nouvelle-Calédonie 11 sp.

Chlorantacées, *Ascarinopsis* : Madagascar 1 sp. (proche d'*Ascarina*, Nouvelle-Zélande, Iles Marquises).

Restionacées, *Restio*: Madagascar 1 sp., Afrique australe, Australie, Tasmanie 60 sp.

— AVEC LA FLORE ASIATICO-MALÉSIENNE :

Alangiacées, *Alangium*: Madagascar 1 sp., Afrique 2 sp., Asie S-E 20 sp.,

Archipel malais 23 sp., Austro-papouasie 8 sp., Nouvelle-Calédonie 1 sp.

Anacardiacées, *Gluta*: Madagascar 1 sp., Inde 1 sp., Indochine 7 sp.

Simaroubacées, *Samandura*: Madagascar 1 sp., Inde 2 sp., Indo-Malaisie 6 sp.

Ixonanthacées, *Allantospermum*: Madagascar 1 sp., Bornéo 1 sp.

Rutacées, *Toddalia*: Madagascar 1 sp., Asie S-E 1 sp., Afrique S et E 1 sp. — *Chloroxylon*: Madagascar 2 sp., Inde 1 sp.

Ulmacées, *Aphananthe*: Madagascar 1 sp., Amérique 1 sp., Asie S-E.

Salvadoracées, *Azima*: Madagascar 1 sp., Afrique S et E, Asie S-E, Malésie.

En principe les genres de la première liste sont d'origine gondwanienne, et ceux de la seconde liste laurasiens, c'est-à-dire que les premiers seraient les traces de contacts directs entre continents gondwaniens avant leur dérive vers l'Est, et les seconds témoigneraient de liaisons après la dérive, entre Madagascar et la Laurasie. Chaque cas doit être examiné séparément, ce que nous nous proposerons de faire ultérieurement.

Les rapports entre la flore malgache, la flore afromontagnarde et la flore de l'Afrique australe en général sont nombreux.

On ne signale que 2-3 Protéacées malgaches, en dépit de la relative proximité du centre de concentration capien (plus de 300 sp.). Même observation relative aux Ericacées (Ericoïdées) peu nombreuses à Madagascar bien que la sous-famille soit très abondamment représentée en Afrique du sud et dans la flore afromontagnarde. Cela laisse supposer que la flore gondwanienne d'origine australe orientale des deux familles atteignit l'Afrique du sud par une voie passant au sud de Madagascar (14).

Il est intéressant d'évaluer approximativement le degré d'endémisme de la flore malgache. PERRIER DE LA BÂTHIE qui fut avant HUMBERT et CAPURON le meilleur connaisseur de cette flore, citait les proportions suivantes comptées sur 1124 genres (cf. tableau p. 304)

Cet endémisme générique strictement malgache de 24 % est très inférieur à l'endémisme de la région guinéo-congolaise qui est évalué à 66,4 %. La proportion de genres communs avec l'Afrique (Afrique australe exclue) est très forte 62,8 % (15,1 + 47,7). HUMBERT a effectué des calculs analogues portant sur un plus grand nombre de genres 1280 appartenant à 183 familles; il arrive à des conclusions semblables, c'est-à-dire un endémisme relativement faible ($\approx 20\%$), mais aussi de grandes affinités avec

	COMMUNS AFRIQUE-MADAGASCAR	ENDÉMIQUES MALGACHES
Éléments africains	170 g. soit 15,1 %	+ 43 g. mais affines de types africains
Éléments pantropicaux	535 g. soit 47,7 %	+ 86 g. affines de types pantropicaux
Éléments orientaux	78 g. soit 7 %	+ 20 g. affines de types de l'Indo-malaise
Éléments austraux (Afrique australe, Océanie, Amérique du sud)	77 g. soit 7 %	
Éléments strictement malgaches	115 g. soit 24 %	
	975 g.	+ 149 g.
	1124 g.	

la flore africaine 62,8 %. Les affinités africaines sont prédominantes. L'endémisme spécifique est très élevé.

Si l'on voulait mettre en évidence sommairement les familles malgaches les plus caractéristiques de la flore, il faudrait mettre en priorité les Palmiers (18 genres, dont 15 endémiques, 120 espèces, beaucoup d'affinités indo-malaises (Aracées), les Orchidées (61 g. dont une grande majorité de types malgaches > 900 sp.) et les Composées, dont l'abondance est remarquable parmi les autres flores gondwaniennes.

Les flores des pays entourant l'Océan indien sont encore loin d'être complètement et parfaitement explorées, pour que toutes les comparaisons puissent être faites exhaustivement entre toutes ces flores aujourd'hui si éloignées par des océans les unes des autres. D'autres arguments floristiques doivent toujours être recherchés qui prouveraient la primitive unité du Gondwana, mais aussi comment une longue indépendance permit à la flore malgache d'acquérir ses caractères distinctifs.

BIBLIOGRAPHIE

1. (1912) et (1915). WEGENER, A. — Die Entstehung der Kontinente und Ozeane.
2. (1936). FERRIER DE LA BATHIE. — Biogéographie des plantes de Madagascar. Soc. édit. Géogr. Marit. et Colon. 156 p.
3. (1937). DUTOIT, A. L. — Our Wandering Continents, 336 p., Londres.
4. (1950). GOOD, R. — Madagascar and New Caledonia. *Blumea* 6 (2) : 470-479.
5. (1952). CROIZAT, L. — Manual of Phytogeography — (1958), Panbiogeography — (1960), *Principia Botanica*.

6. (1959). HUMBERT, H. — Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Mada.* B, 9 : 149-187.
7. (1970). DIETZ, R. S. & HOLDEN, J. C. — The breakup of Pangaea. *Scientific America* 223 (4) : 30-41.
8. (1971). HEITZLER, J. R. & BURROUGHS, R. H. — Madagascar's Paléoposition: New Data from the Mozambique Channel. *Science*, 174 : 488-491.
9. (1972). TARLING, D. H. — Another Gondwanaland. *Nature* 238 : 53-59.
10. (1972). AUBRÉVILLE, A. — Étude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. *Adansonia*, ser. 2, 12 (1) : 55-59.
11. (1973). DEJARDIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MANGENOT, G. — Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea* 28 : 325-391. Avec une bibliographie détaillée.
12. (1973). BESAJIE H. — Madagascar dans le cadre nouveau de la dérive Gondwanienne. *Bull. Acad. Malg.* 51 (1).
16. (1975). WILD H. — Phytogeography and the Gondwanaland position of Madagascar. *Boissiera* 24 : 107-117.
14. (1975). AUBRÉVILLE, A. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. *Congrès de botanique de Leningrad et Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 31-56.
15. (1975). AUBRÉVILLE, A. — La flore australo-papoue. Origine et distribution. *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 159-170.
16. Flore de Madagascar et des Comores en cours de publication, fondée par le P^r H. HUMBERT (Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, Paris).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.